

שמנים אתריים באזוב מצוי כגורם זיהוי ומשיכה למאביקים

רות בקר, דן איזיקוביץ ואמוץ דפני

מבוא

שמנים אתריים הם קבוצה של חומרים נדיפים, הניתנים לבידוד מן החומר הצמחי בשיטות מליצוי שונות אשר העיקרית שבהן היא זיקוק בקיטור. מבחינה כימית שלילים רוב החומרים האלה לקבוצת הטרפנים הקלים; מונוטרפנים וססקוטרפנים (Harborne, 1982). מגוון הטרפנים בעולם הצומח הוא עצום. כיום ידועים יותר מ-1000 מונוטרפנים צמחיים, רובם נפוצים בצמחים עילאיים, ומתוכם מצטלנת בעושר מיוחד משפחת השפתניים (Groteau, 1986).

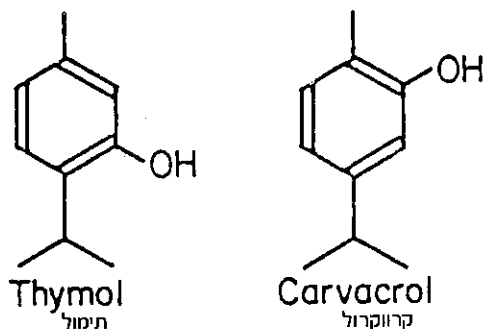
השמנים האתריים נחשבו בעבר כתוצרי לוואי של מטבוליזם הצמח וכנעדרי משמעות אקולוגית, אולם המחקר בשנים האחרונות מצביע על כך, שלטרפנים הנדיפים יש ערך אדפטיבי ביחסי הגומלין של הצמח עם בעלי-החיים בסביבתו: בהגנה מפני טריפה, בהגנה מפתוגנים וביחסי האבקה. (Groteau, 1986).

מחקרים רבים עוסקים בדרכי משיכת החרקים המאביקים ובהכוונתם באמצעות ריחות אל הפרח ובתוכו (Von Frisch, 1967; Barth, 1985; Faegri and van der Pijl, 1979), ואולם, עדיין לא ברור אם גם לריח המופץ באמצעות עלים, במיוחד בצמחים ארומטיים, יש משמעות בתקשורת הקיימת בין חרק מאביק לצמח.

אחד מן הצמחים הארומטיים ממשפחת השפתניים הנפוץ בארץ ובמזרח הים התיכון, הוא *אזוב מצוי* (*Majorana syriaca* L. Rafin. syn. *Origanum syriacum* L. *Origanum* (Maru L. Labiatae). זהו בן-שיח אפור, בעל עלים ביציים או אליפטיים המכוסים שערות מלבינות וביניהן שערות בלוטיות, המיצרות ומפרישות חומרים נדיפים בעלי ריח אופייני (Werker et al., 1985 a).

בשמן האתרי המופק מעלים ומתפרחות של *אזוב מצוי* זהו 18 מרכיבים שונים, המהווים 97% מכמות השמן. שני המרכיבים העיקריים מבחינה כמותית הם פנולים; תימול (Thymol), וקרווקרול (Carvacrol) (איור 1), המהווים יחדיו כ-50% מהשמן. (Ravid and Putievsky, 1983).

באזוב מצוי קיימים שני טיפוסים כימיים בעלי ריחות שונים הנבדלים מבחינה גנטית; האחד בעל תכולת תימול גבוהה והשני בעל תכולת קרווקרול גבוהה. (Ravid and Putievsky, 1985 a).



אור מס. 1. נוסחאות מבנה של תימול וקרווקרול.

תופעה כזו של דיפרנציאציה כימית תוך-מינית נמצאה גם בשפתניים אחרים, כמו קורנית מקורקפת *Coridothymus Capitatus* (Ravid and Putievsky, 1985 a), צתרה ורודה *Satureja thymbra* (Ravid and Putievsky, 1985 b), ואזובית *Origanum heracleoticum* (Fleisher and Sneer, 1982).

קיומם של שני טיפוסים כימיים באזוב מצוי, שהרכב החומרים הנדלפים שלהם ידוע, מאפשר לבדוק - בעזרת התנהגות דבורי דבש המבקרות בצמחים - שני היבטים בתקשורת בין צמח למאביקו; האם מתוך צפילה בהתנהגותם של חרקים המבקרים בצמחים ניתן להבחין בשוני התנהגותי לגבי טיפוס האזוב הנבדלים בריחם? ואם כן, האם ניתן לקבוע אם שוני זה מתבסס על תגובה לריחות המופצים רק מהפרחים של שני הטיפוסים או גם על תגובה לריחות המופצים מן הצמח הארומטי כולו.

דבורת הדבש מסוגלת לקלוט גירויי ריח באמצעות מערכת החושים שלה, לקשר גירויים אלו באסוציאציה עם גמול מזוני ולשמור על קשר זה בזכרונה. כאשר היא נתקלת שוב בגירוי המותנה, מופעלת בה תגובה התנהגותית הקשורה למזון (Von Frisch, 1967). תגובה זו, הניתנת למידה, משמשת בסיס לשטת מבחן ביולוגי התנהגותי. באמצעות מבחן זה אפשר לזהות הבדלים איכותיים במרכיבי הריח המופצים על-ידי חומרים שונים, על-ידי התניה מלווה במזון לחומרים מסוימים ובריקת תגובת הדבורים אליהם ואל חומרים אחרים (Waller et al., 1973).

ועוד - דבורה המוצאת מקור מזון בשטח, חוזרת לכוורת ומעבירה לדבורים הנמצאות בתוכה מידע על כיוון מקור המזון ומרחקו מן הכוורת בעזרת שפת תנועה, הנקראת "ריקוד הדבורים". פעולה זו נקראת גיוס (Von Frisch, 1967). בזמן העברת המידע נוגעת הדבורה הקולטת במחושיה בגוף הדבורה המוסרת ובדרך זו מקבלת מידע על הריח שדבק בה ממקור המזון. לפי ריח זה תזהה הדבורה המגויסת את מקור המזון בהגיעה לשטח. דבורה "נאיבית" אשר יוצאת מן הכוורת ומגיעה אל השטח בפעם הראשונה בעקבות הגיוס, חגה במעגלים ומחפשת מקור ריח הזהה לריח שקלטה בזמן המגע. באתרה אותו, היא נוחתת ומוצאת את המזון.

התנהגות זו משמשת בסיס לניסויי גיוס מכוונים אשר בעזרתם אפשר לבדוק, האם מבחינות הדבורים בין צמחים בעלי ריח שונה.

מטרות עבודה זו היו:

1. לבדוק את יכולת ההבחנה של דבורת הדבש בין שני הטיפוסים של אזור מצוי לפי ריחם.
2. לברר את תגובת דבורת הדבש לריחות המופצים מעלים ומפרחים של אזור מצוי.

שאלות אלה נבדקו באמצעות תצפיות, מבחני התניה ומבחני גיוס.

שיטות העבודה

מועד ומקום הניסויים

תצפיות בחרקים נערכו בקיץ 1984 בחלקות ניסוי בקיבוץ יזרעאל ובנווה יער. ניסויים בדבורי דבש נערכו בתקופה שבין 13.4.86 - 15.10.86, בשעות הבוקר והצהריים, בגן הבוטני של אוניברסיטת תל-אביב, במזג-אוויר בהיר, בטמפרטורה של 27°C - 30°C .

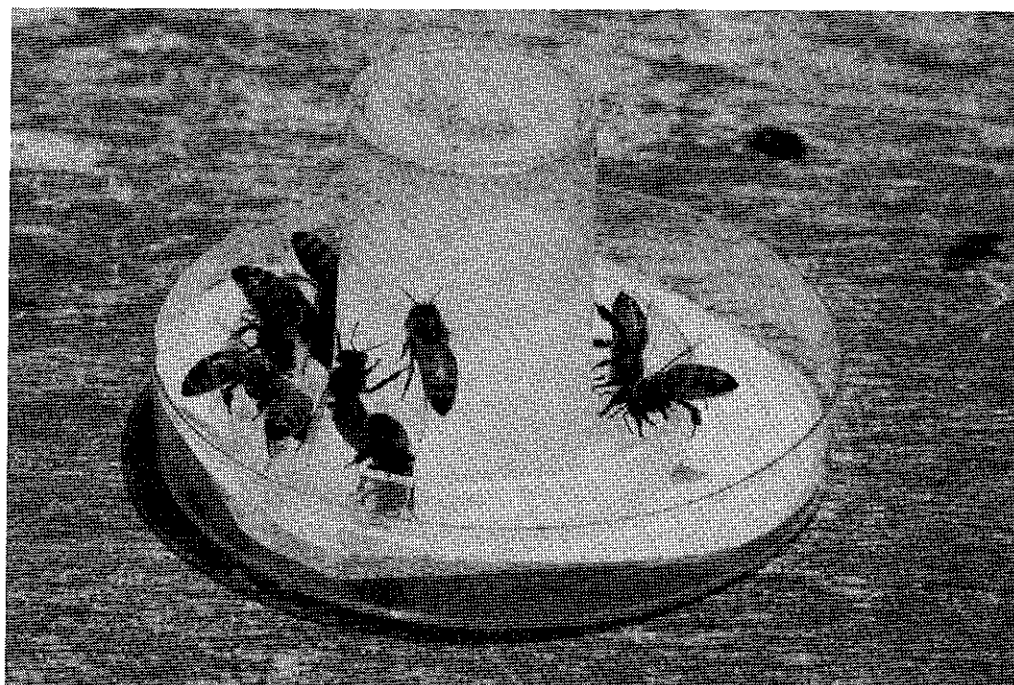
חומר צמחי

צמחי אזור מצוי *Majorana syriaca* מזן תימולי - 27/241 (א.ת.) וזן קרוקדולי - 28/69 (א.ק.) נתקבלו בדצמבר 1983 מתחנת הניסיונות של מינהל המחקר החקלאי "נווה יער". מקורם של צמחים אלה הוא באוכלוסיות בר, שנאספו ביקנעם בחורף 1979/80 וגודלו מיחידות בחלקות טיפוח בנווה יער (פוטיבסקי ועמיתיו, 1983). הצמחים נשתלו בקיבוץ יזרעאל בשתי ערוגות מקבילות, (1.8 מ' x 10) ובעציצים בגן הבוטני באוניברסיטת תל-אביב. לצורך הניסויים שימשו צמחים שלמים בעציצים וכן תפרחות מנותקות אשר נקטפו מן הצמחים.

דבורים

הניסויים נערכו בדבורי דבש, שמקורן מכוורת הממוקמת במרחק כ-200 מ' ממקום הניסוי. יום לפני הניסוי מרגילים את הדבורים למקום הניסוי בעזרת שוקת האכלה (Feeder), הניצבת על שולחן עץ שגובהו 70 ס"מ. השוקת עשויה כוסית פלסטיק, המכילה סוכרוז בריכוז 70% (2.75M) ומונחת הפוכה על צלחת פטרי, המרופדת בדיסקית נייר סינון.

שוקת כזו מספקת האכלה רציפה, אבל בכמות זעומה (Von Frisch, 1967). קבוצה קטנה (10-1) של דבורים זוכרת את המקום ומבקרת בו בקביעות (איור מס. 2). ברגע



איור מס. 2. שוקת האכלה רציפה המכילה סוכרוז.
צילום: עמיקם שוב.

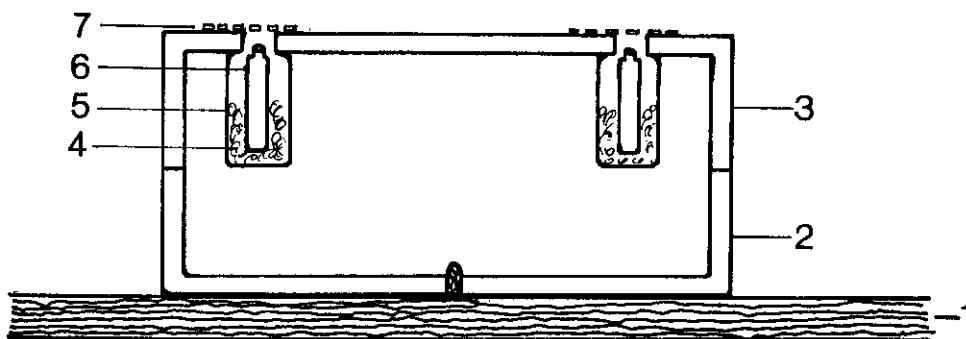
שמחליפים את השוקת במתקן המספק סוכרוז 70% בכמות שופעת, מתרחש גיוס ונאספת קבוצה גדולה, המונה 20-50 דבורים ומשמשת כאוכלוסיית הניסוי. הדבורים בניסוי סומנו בצבעי Humbrol, בשיטה המאפשרת לזהות דבורה באופן "אישי" (Von Frisch, 1967).

ניסויי התניה אסוציאטיבית (Associative conditioning)

הטכניקה שבה לומדת הדבורה את הקשר בין הגירוי למזון המלווה אותו נקראת בשם "אילוף" (Training), (Von Frisch 1967), או שיטת התניה אסוציאטיבית (Pham et al., 1983). במינוח זה נשתמש להלן.

מתקן הניסוי

המתקן תוכנן בעקבות Waller et al. (1973), (איור 3), והוא בנוי משולחן מסתובב, עליו מונחת קופסת קלקר (פוליסטרן מוקצף) עגולה בגודל 100x230 מ"מ. הקופסה נפתחת לשני חלקים; בסיס ומכסה. בתוך המכסה מוברגים בקבוקי זכוכית בגודל 25x60 מ"מ. כאשר הקופסה סגורה חשוף רק פי הבקבוק כלפי חוץ. בתוך כל בקבוק מונח חומר מפזר ריח ובקבוק קטן נוסף בגודל 8x50 מ"מ. על המכסה, מעל פי הבקבוק החשוף כלפי מעלה,



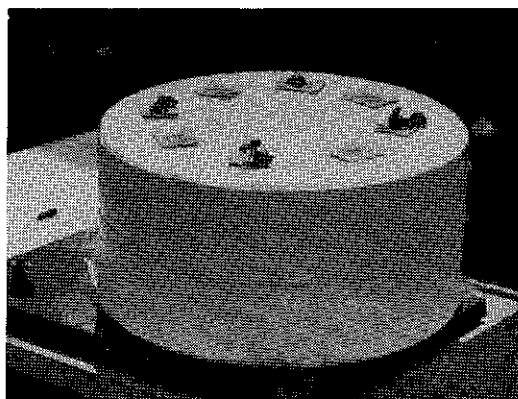
30mm
ד"א סמ"מ

איור מס. 3. חתך אורך במחקר לבחינת תגובת דבורת הדבש לחומרים מפציץ ריח.
1. שולחן מסתובב. 2. בסיס הקופסה. 3. מכסה נפתח של הקופסה. 4. חומר מפציץ ריח.
5. בקבוקון חיצוני. 6. בקבוקון פנימי. 7. מכסה רשת.

מונחת פיסת רשת בגודל 25x30 מ"מ. הרשת עשויה חומר פלסטי דמוי נייר מנוקב
(Punch tape "milar"). חומר זה נבדק, ונמצא כי אינו סופג שומן או מים. מערכת
בבוקים כזו נקראת עמדת בחינה.

התניה

בזמן ההתניה מכיל הבבוק החיצוני 1-2 גרם עלים או תפרחות של אזור מצוי.
הבבוקון הפנימי מכיל סוכרוז בריכוז 70%. הדבורה עומדת על הרשת, מכניסה חלק דרך
החורים ושואבת סוכר מן הבבוקון הפנימי. בזמן האכילה היא אפופה ריח הנודף מן
החומר הנמצא בחלל הבבוק החיצוני (איור מס. 4).



איור מס. 4. מתקן התניה בזמן התניה.
הדבורים מבקרות בארבע עמדות המכילות סוכרוז המלווה בחומר מפציץ ריח ואינן מבקרות
בעמדות ריקות. צילם: עמיקם שוב.

המתקן מכיל שמונה עמדות. ארבע מהן מכילות סוכרוז וחומר המפיץ ריח, ובארבע עמדות אחרות אין סוכרוז ואין חומר ריח, כך שההתניה כפולה: "יש ריח - יש מזון", "אין ריח - אין מזון". מפעם לפעם מסובבים את המתקן בדחיפה קלה ביד, כך שמיקום העמדות משתנה באקראי במשך כל זמן ההתניה.

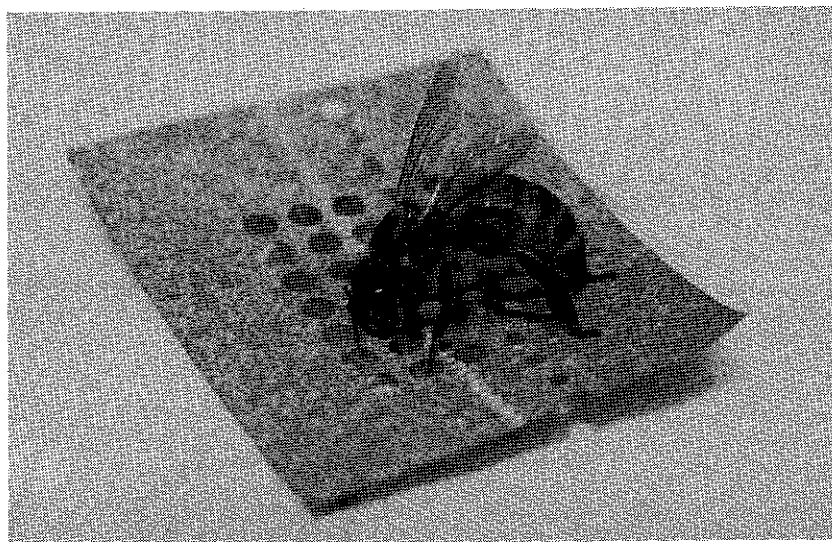
בצורה זו אין התניה למיקום, לצבע או לצורת החומר הנמצא בתוך העמדות, אלא לריחו בלבד.

לפני ההתניה לחומר חדש - עלים או תפרחות - עורכים הפסקת ניסויים לפחות למשך יממה. לפני התניה לטיפול חדש - תימולי או קרווקרולי - לוכדים וממיתים את כל אוכלוסיות הניסוי, עורכים הפסקה בת שלושה ימים ומקימים אוכלוסיות ניסוי חדשה.

בחינה

בזמן הבחינה מסירים את מערכת ההתניה מן השולחן ומחליפים אותה במערכת זהה, אבל ללא סוכרוז. ארבע עמדות הנקבעות באקראי מכילות חומר מפיץ ריח אחד, ובארבע עמדות אחרות אין כל חומר (ביקורת) או שהן מכילות חומר מפיץ ריח שני. מפעם לפעם מסובבים את המתקן, כך שמיקום העמדות משתנה באקראי.

הדבורים חגות מעל מתקן הבחינה ומעל העמדות. כשדבורה מזהה את הריח המוכר לה בעמדת הבחינה, היא מגיבה תגובה חיובית - היא נוחתת על הרשת ושולפת חלק. תגובה זו מוגדרת כביקור בעמדת הבחינה. (Waller at al., 1973), (איור מס. 5).



איור מס. 5. ביקור דבורה בעמדות ריח בזמן בחינה.
צילום: עמיקם שוב.

כדי למנוע ביקור כתוצאה מחומר סימון (Footprint substance) שהדבורה משאירה במקום הביקור (Von Frisch, 1967), וכדי למנוע התקהלות דבורים בעמדה אחת,

מחליפים את הרשת מעל עמדת הבחינה מיד לאחר כל ביקור. בסוף הבחינה סופרים את הרשתות המשומשות שנצטברו מכל עמדה וקובעים את מספר הביקורים.

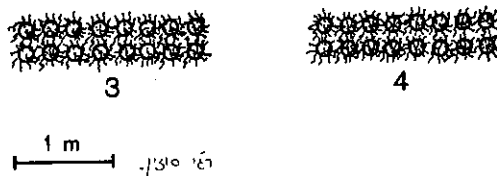
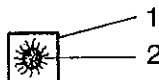
משך כל בחינה - חמש דקות. כל בחינה נערכת בכמה חזרות (3-7), בשעות שונות של היום ואף בימים שונים. בין בחינה לבחינה מחזקים את ההתניה לריח בעזרת מתקן ההתניה במשך עשר דקות לפחות.

כדי למנוע "זיהום ריח" (Waller et al., 1973; Von Frisch, 1967) מוקדשת תשומת לב מיוחדת לניקיון הכלים בין בחינה לבחינה. כלי הזכוכית והמתקן כולו נשטפים היטב בדטרגנט ובמים חמים זורמים ומיובשים באויר. בזמן הבחינה עוטפים את הקופסה כולה בנייר פלסטי שקוף, אטום לריח, (Clear food wrap) ומחזירים אותו מעל מקום העמדות בלבד. עטיפה זו מחליפים בין בחינה לבחינה. כל הטיפול במתקן ובחומרי הריח בזמן הניסויים נעשה בכפפות חד-פעמיות.

ניסויי גיוס (Recruitment)

מערך הניסוי

משני צדי שולחן ההאכלה, ובמרחק כ-2.5 מ' ממנו, מסודרות, בחלקות בגודל 1 מ"ר, שתי קבוצות עציצים של צמחי אזוב מצוי פורחים, משני הטיפוסים (איור מס. 6).



איור מס. 6. מערך ניסויי גיוס. 1. שולחן הגיוס. 2. עציצ ובו צמח אזוב מצוי מלווה בצלחת סוכרוז 70%. 3. צמחי אזוב מצוי מטיפוס תימולי. 4. צמחי אזוב מצוי מטיפוס קרוקדולי.

על שולחן ההאכלה מניחים צמח שלט פורח או צמח ללא פרחים של אזוב מצוי, מלווה בצלחת פטרי, המכילה סוכרוז 70%, או תפרחות מנותקות בתוך הצלחת המכילה סוכרוז (איור מס. 7).

במשך זמן הניסוי סופרים נוכחות דבורים מגויסות, הנוחתות על מתקן ההאכלה ועל הצמחים בכל אחת מן החלקות. (דבורים בתעופה אינן נמנות). משך הניסוי 20-120

דקות, לפי תגובת הדבורים. בין ניסוי לניסוי משנים את מקום העציצים כדי למנוע מהדבורים ביקורים בעקבות סימון הצמחים על-ידי הדבורים או בעקבות זיכרון אודות מיקומם.



איור מס. 7. דבורים שותות סוכרוז מלווה בתפרחות אזוב. מצוי מתוך צלחת בזמן גיוס לתפרחות מנותקות. צילום: עמיקם שוב.

ניתוח סטטיסטי

ניתוח סטטיסטי של התוצאות נערך בעזרת תוכנה SPSS-X (SPSS-X, 1986).

מדר העדפה

היחס בין שיעור הביקורים בכל העמדות המכילות חומר אחד - A, לבין שיעור הביקורים בכל העמדות המכילות חומר שני - B, (ממוצע של כל החזרות), נקבע כמדד המייצג את המשיכה היחסית של שני הריחות - זה לעומת זה - ונקרא "מדד העדפה". (A/B)

תוצאות

החרקים המבקרים באזוב מצוי

חרקים רבים נראו מבקרים בפרחי אזוב מצוי בחלקות אשר נצפו ביזרעאל, בנווה יער, ובחורשת הארבעים בכרמל.

באופן כללי אותר מגוון גדול של חרקים ממשפחות שונות: דבורי דבש, דבורים בודדות, צרעות וזבובים למיניהם, וכן כמה מיני פרפרים.

לא נעשה ניסיון לבדוק את התפלגות החרקים מבחינה כמותית, אולם, בהתרשמות כללית, דבורת הדבש היא המבקר הנפוץ ביותר על פרחי האזוב המצוי בחלקות שנבדקו.

התנהגות דבורת הדבש בעת ביקורה בפרחי אזוב מצוי

דבורת הדבש עוברת בזריזות מפרח לפרח בשיבולת הפורחת, תוחבת את החדק מכיוון הכותרת אל בסיס הפרח ומוצצת צוף בעזרת החדק. הדבורה יכולה לבקר במאות פרחים במשך מעוף אחד. במקרה מסוים נצפתה דבורה, שביקרה 747 פרחים במעוף אחד. משך השהות בפרח קצר - 1.93 ± 0.42 שניות. ($N = 2135$). הדבורה עוברת בהליכה על השיבולת מפרח לפרח, ובמעוף קצר מגבעול פורח אחד למשנהו הקרוב ביותר. המעברים מטיפוס לטיפוס נדירים ביותר. מתוך 3853 ביקורים בפרחים, נרשמו רק חמישה מקרים של מעבר מצמח תימולי לצמח קרוקרוולי, ובשלושה מקרים מבין החמישה עברה הדבורה שאספה צוף מפרחים מטיפוס אחד אל הטיפוס השני, בדקה 2-3 פרחים, חזרה טיפוס הראשון והמשיכה לאסוף ממנו.

תוצאות התניה לחומר צמחי חי - עלים ותפרחות של אזוב מצוי

זיהוי חומר מוכר

I. תוצאות המבחנים לזיהוי הריח הנודף מחלקים צמחיים - עלים או תפרחות של אזוב מצוי מטיפוס תימולי ומטיפוס קרוקרוולי, לאחר שהדבורים עברו התניה אסוציאטיבית לריח זה ולמדו להבחין בינו לבין הריח הנודף מחלקים צמחיים אחרים שהוצעו להן - מוצגים בחלק I. של טבלאות 1-4. בחלק זה מוצגות תוצאות של חמש סדרות מבחנים, כשבכל אחת מהם הוצעה לדבורים בחירה בין החומר שנלמד בהתניה ובין:

- עמדות ריקות.
- עלים או תפרחות של צמח אחר, סלסלי כסף (*Alyssum saxatile* L.).
- עלים או תפרחות של אזוב מצוי מאותו הטיפוס אשר שימש להתניה.
- עלים או תפרחות של אזוב מצוי מן הטיפוס הכימי האחר.

העדפת חומר שאינו מוכר

II. תוצאות מבחני ההבחנה וההעדפה בין חלקים צמחיים - עלים או תפרחות של אזוב מצוי מטיפוס תימולי ומטיפוס קרוקרוולי על-פי ריחם, כאשר אין התניה אסוציאטיבית מוקדמת לאף אחד מן החומרים המוצעים לדבורים, אלא לחומר אחר - מוצגים בחלק II. של טבלאות 1-4.

בחלק זה מוצגות תוצאות של ארבע סדרות מבחנים, כשבכל אחת מהם הוצעה לדבורים בחירה בין עלים או תפרחות של אזוב מצוי, השייכים לטיפוס הכימי של החומר הצמחי אשר שימש להתניה, ובין:

- עמדות ריקות.
- עלים או תפרחות של צמח אחר, סלסלי כסף (*Alyssum saxatile* L.).
- עלים או תפרחות של אזוב מצוי מן הטיפוס הכימי האחר.

סיכום תוצאות ההתניה לחומר צמחי חי

1. בכל המבחנים מראה התפלגות הביקורים על העדפה מובהקת ($P < 0.001$ במבחן χ^2) לעמדות שהכילו את החומר הצמחי אשר לריח הנודף ממנו עברו הדבורים התניה אסוציאטיבית. (חלק I. בטבלאות 4-1).
2. בכל המבחנים מראה התפלגות הביקורים על העדפה מובהקת ($P < 0.001$ ובמקרה אחד $P < 0.05$ במבחן χ^2) לעמדות שהכילו עלים או תפרחות מאותו טיפוס כימי אשר לריח הנודף ממנו עברו הדבורים התניה אסוציאטיבית, כאשר יחד אתן, באותו מבחן, הוצעו לדבורים עמדות ריקות או עמדות המכילות סלסלי כסף. (חלק II. בטבלאות 4-1).
3. כאשר מציעים לדבורים, שעברו התניה לריח עלים מטיפוס מסוים, לבחור בין תפרחות משני הטיפוסים, הן מראות העדפה מובהקת ($P < 0.001$) לעמדות המכילות תפרחות מטיפוס כימי אשר לריח עליו הן עברו התניה אסוציאטיבית (טבלאות II 1, II 3).
4. כאשר מציעים לדבורים, שעברו התניה לריח עלים מטיפוס מסוים, עמדות המכילות תפרחות מאותו טיפוס ועלם מן הטיפוס האחר, התפלגות הביקורים ביניהן שווה. (טבלאות II 1, II 3).

טבלה מס. 1. התפלגות ביקוריהן של דבורי דבש, שעברו התניה אסוציאטיבית מוקדמת לריח של עלי אזוב מצוי, טיפוס תימולי, בעמדות בחינה המכילות חלקי צמח שונים.

R	N	תכולת עמדות בחינה A	% ביקורים ב-A	תכולת עמדות בחינה B	% ביקורים ב-B	S.D.	P	A/B
I.								
2	145	עלים תימול	82.2	ריקה	17.8	4.8	***	4.8
3	228	עלים תימול	73.6	עלים סלסלי כסף	26.4	4.7	***	2.9
6	460	עלים תימול	70.7	תפרחות קרווק'	29.3	10.4	***	3.0
6	473	עלים תימול	70.0	עלים קרווק'	30.0	3.0	***	2.4
7	501	עלים תימול	58.1	תפרחות תימול	41.9	5.2	***	1.4
II.								
1	76	תפרחות תימול	80.3	ריקה	19.7	-	***	4.1
1	59	תפרחות תימול	76.3	תפר' סלסלי כסף	23.7	-	***	3.2
3	239	תפרחות תימול	64.3	תפרחות קרווק'	35.7	4.7	***	1.8
7	405	תפרחות תימול	49.9	עלים קרווק'	50.1	9.6	NS	1.0

R - מס. החזרות על הבחינה. N - ס"ה ביקורים. S.D. סטיית תקן בין החזרות. *** - $P < 0.001$ - NS. $P > 0.05$ במבחן χ^2 . A/B - מדד העדפה.

טבלה מס. 2. התפלגות ביקוריהן של דבורי דבש שעברו התניה אסוציאטיבית מוקדמת לריח של תפרחות אזור מצוי, טיפוס תימולי, בעמדות בחינה המכילות חלקי צמח שונים.

R	N	תכולת עמדות בחינה A	% ביקורים A-B	תכולת עמדות בחינה B	% ביקורים B-B	S.D.	P	A/B
I.								
4	288	תפרחות תימול	84.8	ריקה	15.2	8.8	***	8.1
6	542	תפרחות תימול	70.9	תפרחות קרווק'	29.1	11.0	***	3.0
3	217	תפרחות תימול	68.6	תפר' סלסלי כסף	31.4	5.5	***	2.3
6	401	תפרחות תימול	69.4	עלים קרווק'	30.6	3.4	***	2.3
7	554	תפרחות תימול	63.7	עלים תימול	36.3	5.4	***	1.8
II.								
3	177	עלים תימול	87.3	ריקה	12.7	4.9	***	6.9
2	162	עלים תימול	59.3	עלים סלסלי כסף	40.8	4.9	*	1.5
5	403	עלים תימול	62.5	עלים קרווק'	37.5	7.2	***	1.7
6	545	עלים תימול	37.5	תפרחות קרווק'	62.5	4.2	***	0.6

R מס החזרות על הבחינה. N - ס"ה ביקורים. S.D. סטיית תקן בין החזרות.

*** - $P < 0.001$ - * - $P < 0.05$ במבחן χ^2 A/B - מדד העדפה.

5. כאשר מציעים לדבורים, שעברו התניה לריח תפרחות מטיפוס מסוים, עמדות המכילות עלים משני הטיפוסים, מראה התפלגות הביקורים על העדפה מובהקת ($P < 0.001$, $P < 0.05$) לעלים מאותו טיפוס אשר לתפרחותיו עברו הדבורים התניה (טבלאות II 2, II 4).

6. כאשר עוברות הדבורים התניה לריח תפרחות, ומציעים להן בחירה בין עלים מאותו הטיפוס לבין תפרחות מן הטיפוס השני, מראה התפלגות הביקורים על העדפה מובהקת ($P < 0.001$) לעמדות המכילות תפרחות מן הטיפוס השני על פני עמדות המכילות עלים מאותו טיפוס כימי אשר לתפרחותיו עברו התניה (טבלאות II 2, II 4). יש לציין תוצאה זו כמקרה היחיד בכל מערכת המבחנים, שבו "חוצה" העדפת הדבורים את גבול הטיפוס הכימי שאליו עברו התניה.

טבלה מס. 3. התפלגות ביקוריהן של דבורי דבש שעברו התניה אסוציאטיבית מוקדמת לריח של עלי אזוב מצוי, סיפוס קרווקרולי, בעמדות בחינה המכילות חלקי צמח שונים.

R	N	תכולת עמדות בחינה A	% ביקורים ב-A	תכולת עמדות בחינה B	% ביקורים ב-B	S.D.	P	A/B
I.								
2	136	עלים קרווק'	76.9	ריקה	23.1	9.8	***	3.8
4	294	עלים קרווק'	72.3	עלים סלסלי כסף	27.7	5.7	***	2.7
6	440	עלים קרווק'	72.1	תפרחות תימול	27.9	7.2	***	2.8
7	506	עלים קרווק'	65.4	עלים תימול	34.6	6.2	***	1.9
6	417	עלים קרווק'	65.8	תפרחות קרווק'	34.2	3.5	***	1.9
II.								
2	142	תפרחות קרווק'	71.5	ריקה	28.5	5.4	***	2.5
5	343	תפרחות קרווק'	63.1	תפר' סלסלי כסף	36.9	10.4	***	1.9
6	357	תפרחות קרווק'	61.3	תפרחות תימול	38.7	10.1	***	1.8
7	493	תפרחות קרווק'	51.9	עלים תימול	48.1	6.3	NS	1.1

R מס החזרות על הבחינה. N - ס"ה ביקורים. S.D. - סטית תקן בין החזרות.
 *** - $P < 0.001$ - NS. $P > 0.05$ במבחן χ^2 . A/B - מדד העדפה.

תוצאות ניסויי גיוס

בדיקת נוכחות הדבורים בזמן ניסויי הגיוס ברדיוס של 2 - 3 מ' ממתקן ההאכלה, מראה בנוסף למספר גדל והולך של דבורים הניזונות מן המתקן - דבורים רבות הנוחתות ומחפשות מזון על צמחי האזוב המרוחקים כ-2.5 מ' מן המתקן. יש לציין, שהדבורים מחפשות מזון הן על הפרחים והן על העלים (איור מס. 8).
 בניסוי מקדים סומנו בצבע כ-200 דבורים שהגיעו למתקן ההאכלה במשך 45 דקות. דבורים מסומנות חזרו והופיעו על מתקן ההאכלה ועל הצמח המלווה אותו, ואילו מקרב הדבורים שנחתו על הצמחים המרוחקים ממנו, לא נמצאה אף דבורה מסומנת.

טבלה מס. 4. התפלגות ביקוריהן של דבורי דבש שעברו התניה אסוציאטיבית מוקדמת לריח של תפרחות אזוב מצוי, טיפוס קרווקרולי, בעמדות בחינה המכילות חלקי צמח שונים.

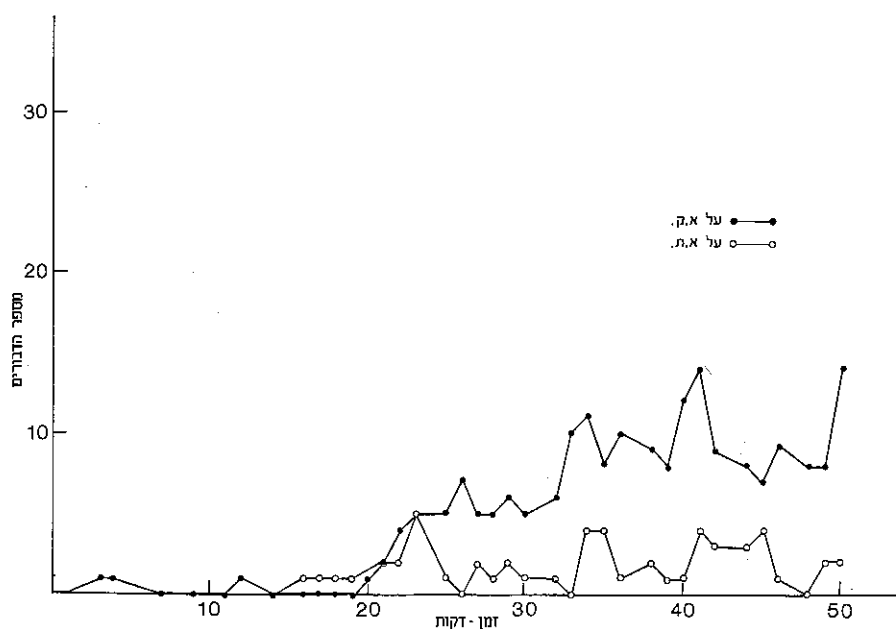
R	N	תכולת עמדות בחינה A	% ביקורים A-ב	תכולת עמדות בחינה B	% ביקורים B-ב	S.D.	P	A/B
I.								
3	221	תפרחות קרווק'	78.5	ריקה	21.5	3.3	***	3.7
4	276	תפרחות קרווק'	72.9	תפר' סלסלי כסף	27.1	2.2	***	2.7
4	261	תפרחות קרווק'	64.9	עלים תימול	35.1	6.5	***	1.9
6	482	תפרחות קרווק'	59.7	תפרחות תימול	40.3	2.9	***	1.5
6	465	תפרחות קרווק'	59.8	עלים קרווק'	40.2	6.8	***	1.5
II.								
3	192	עלים קרווק'	76.8	ריקה	23.2	10.2	***	3.8
4	241	עלים קרווק'	67.0	עלים סלסלי כסף	33.0	8.2	***	2.1
6	359	עלים קרווק'	55.1	עלים תימול	44.9	9.0	*	1.3
7	497	עלים קרווק'	41.5	תפרחות תימול	58.5	10.6	***	0.8

R מס החזרות על הבחינה. N - ס"ה ביקורים. S.D. - סטיית תקן בין החזרות. *** - $P < 0.001$. * - $P < 0.05$ במבחן χ^2 . A/B - מדד העדפה.

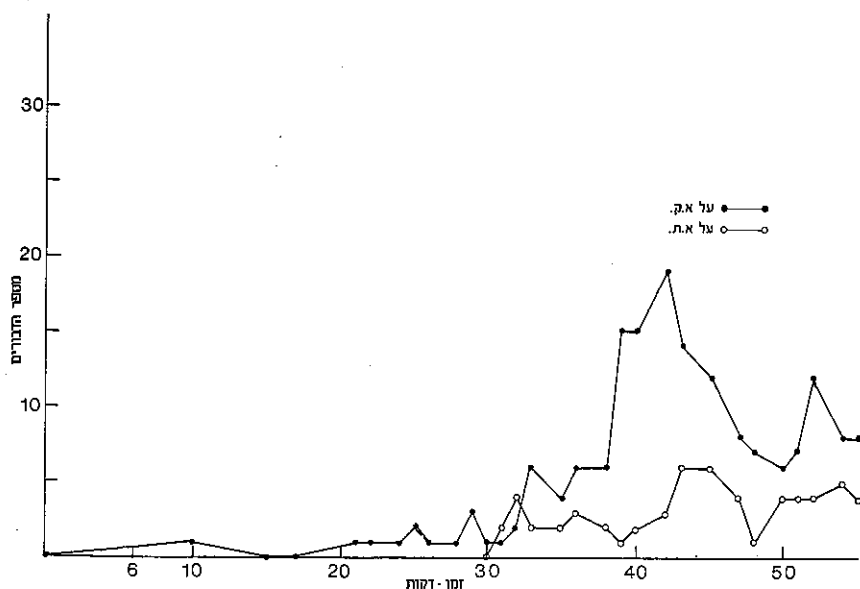
ממצא זה מאפשר לקבל את ההנחה, שדבורים אשר מכירות את נקודת ההאכלה חוזרות אליה, ואילו הדבורים הנוחתות על הצמחים המרוחקים הגיעו לשטח בעקבות גיוס. הגיוסים נערכו לצמח פורח, לצמח ללא פרחים ולתפרחות בתוך צלחת פטרי - לכל אחד מטיפוס האזוב; כל גיוס בשתי חזרות - סה"כ 12 ניסויים, מתוכם מוצג לדוגמה מהלך של שלושה ניסויים לטיפוס הקרווקרולי באיורים 9-11. כל איור כולל שתי עקומות, המבטאות את נוכחות הדבורים על צמחי אזוב מצוי מטיפוס קרווקרולי ועל צמחי אזוב מצוי מטיפוס תימולי, במשך כל זמן הגיוס. תוצאות כל ניסויי הגיוס מוצגות בטבלאות מס. 5-6.



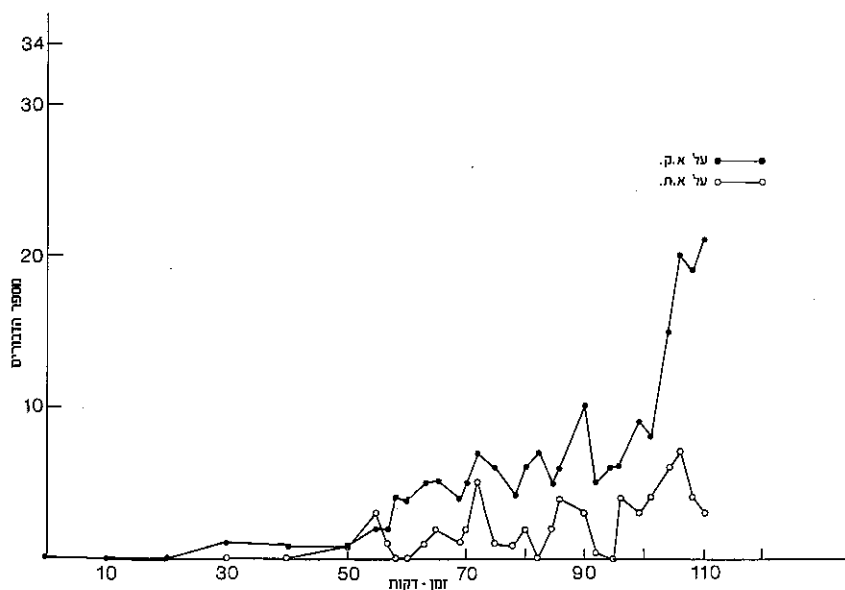
איור מס. 8. דבורה שגויסה לצמח אזוב מצוי מלווה בסוכרוז בודקת עלים של צמח מאותו טיפוס כימי. צילום: עמיקם שוב.



איור מס. 9. גיוס לצמח אזוב מצוי טיפוס קרוקרולי, ללא פרחים. נוכחות דבורי דבש המגויסות לצמח אזוב מצוי מטיפוס קרוקרולי, ללא פרחים, המלווה בסוכרוז 70%, על צמחי אזוב מצוי מטיפוס קרוקרולי (א.ק.) ומטיפוס תימולי (א.ת.). (15.10.86)



איור מס. 10. גיוס לצמח אזוב מצוי, פורח מטיפוס קרוקדולי. נוכחות דבורי דבש המגויסות לצמח אזוב מצוי פורח מטיפוס קרוקדולי, המלווה בסוכרוז 70%, על צמחי אזוב מצוי מטיפוס קרוקדולי (א.ק.) ומטיפוס תימולי. (א.ת.). (26.08.86)



איור מס. 11. גיוס לתפרחות מנותקות של אזוב מצוי, טיפוס קרוקדולי. נוכחות דבורי דבש המגויסות לתפרחות אזוב מצוי מטיפוס קרוקדולי, המלווה בסוכרוז 70%, על צמחי אזוב מצוי מטיפוס קרוקדולי (א.ק.) ומטיפוס תימולי. (א.ת.). (10.06.86)

טבלה מס. 5. התפלגות דבורי דבש, המגיעות לשטח בעקבות גיוס לצמח אזור מצוי מטיפוס קרוקרולי, על צמחי אזור מטיפוס קרוקרולי (א.ק.) ומטיפוס תימולי (א.ת.).

גיוס ל-	R	N	% על א.ק.	% על א.ת.	P
צמח א.ק. ללא פרחים	1	311	92.3	7.7	**
	2	252	79.0	21.0	**
צמח א.ק. פורח	1	249	74.4	25.6	**
	2	205	60.5	39.5	**
תפרחות א.ק.	1	255	76.1	23.9	**
	2	239	59.0	41.0	**

R - מס. חזרה. N - מספר הביקורים ** - $P < 0.01$ במבחן χ^2 .

טבלה מס. 6. התפלגות דבורי דבש, המגיעות לשטח בעקבות גיוס לצמח אזור מצוי מטיפוס תימולי, על צמחי אזור מטיפוס תימולי (א.ת.) ומטיפוס קרוקרולי (א.ק.).

גיוס ל-	R	N	% על א.ת.	% על א.ק.	P
צמח א.ת. ללא פרחים	1	235	69.8	30.2	**
	2	217	54.4	45.6	NS
צמח א.ת. פורח	1	144	56.2	43.8	NS
	2	93	57.0	43.0	NS
תפרחות א.ת.	1	124	53.2	46.8	NS
	2	271	59.4	40.6	**

R - מס. החזרה. N - מספר הביקורים ** - $P < 0.01$ במבחן χ^2 . NS - לא מובהק.

התנהגות הדבורים בניסויי גיוס

רוב הדבורים הנוחתות על צמחי אזור מצוי בניסויי הגיוס זוחלות על העלים, שולפות חדק, נוגעות בעלה ובמקום חיבורו לגבעול ונראות כמחפשות בכל מקום אפשרי (איור מס. 8). לא קיימת התייחסות מיוחדת לחלק כלשהו בצמח.

דבורה הנתקלת בפרח, מחפשת בו זמן מה ואחר כך ממשיכה בחיפושה על פני עלים קרובים לו או על פרח אחר. סיכומי הנוכחות של דבורים, המגיעות לשטח בעקבות גיוס לצמח או לתפרחות מטיפוס קרוקרוולי, במשך כל זמן הניסוי (טבלה מס. 5) מראים: שבכל ששת הניסויים הגיעו יותר דבורים אל הצמחים מן הטיפוס הקרוקרוולי. בדיקת התפלגות בין שני הטיפוסים, מראה על העדפה מובהקת לצמחים מן הטיפוס הקרוקרוולי, ($P < 0.01$ במבחן χ^2) בכל ששת הניסויים.

סיכומי הנוכחות של דבורים המגיעות לשטח בעקבות גיוס לצמח מטיפוס תימולי, במשך כל זמן הניסוי (טבלה מס. 6) מראים: שבכל ששת הניסויים הגיעו יותר דבורים אל הצמחים מן הטיפוס התימולי. בדיקת התפלגות בין שני הטיפוסים, מראה על העדפה מובהקת לצמחים מן הטיפוס התימולי, ($P < 0.01$ במבחן χ^2) בשניים מתוך ששת הניסויים, ובארבעה ניסויים אחרים לא נמצאה מובהקות בהעדפה.

ראוי לציין, כי קיימת העדפה לטיפוס מסוים בעקבות הגיוס, אולם לא קיימת דחייה מוחלטת של צמחי הטיפוס השני; 7.7%-41.0% מן הדבורים שהגיעו לשטח בעקבות גיוס לצמח קרוקרוולי, מחפשות בצמחים תימוליים, ו-30.2%-46.8% מן הדבורים שהגיעו לשטח בעקבות גיוס לצמח תימולי, מחפשות גם בצמחים קרוקרוולים. תוצאות כל שנים-עשר הניסויים הראו מגמה של העדפה לטיפוס הגיוס. בשמונה מתוכם עמדה העדפה זו במובהקות סטטיסטית ובארבעה ניסויים אחרים נצפתה מגמת העדפה, אבל ללא מובהקות סטטיסטית.

על כן נערך מבחן Binomial two tailed sign test ובו נבדקה ההנחה שיותר דבורים מגויסות מגיעות אל צמחים מן הטיפוס אשר ליווה את הגמול בתחנת הגיוס. הנחה זו לא נדחתה במובהקות סטטיסטית של $P = 0.0005$.

דיון

הבחנת דבורת הדבש בין שני הטיפוסים של אזור מצוי

התופעה של הבחנה תוך-מילנית (אינטראספציפית), בין זנים שונים של אותו המין, על-ידי דבורי דבש בעת רעילתן בשדה, נצפתה ברילון - *Ocimum* spp. (Darrah, 1974), באספסת - *Medicago sativa* (Kauffeld et Sorensen, 1971) ובחמניה - *Helianthus* spp. (Pham-delegue et al., 1986). הבחנה זו גורמת למחסום ביצירת בני-כלאיים בין צמחים בעלי ארומה שונה, כתוצאה מבידוד התנהגותי.

תוצאות מבחני הזיהוי וההבחנה שנערכו בעבודה זו לפי שיטתם של Waller et. al. (1973), מראות, שהדבורים מבדילות בצורה ברורה ומובהקת בין שני טיפוסים האזור, לפי ריח התפרחות. (טבלאות I 2, I 4).

יתרה מזו, נמצא שהדבורים מבדילות בצורה ברורה ומובהקת בין שני הטיפוסים גם לפי ריח העלים. (טבלאות I 1, I 3).

אנו מציעים כי הבחנה זו בין הטיפוס התימולי לבין הטיפוס הקרוקרולי, מתבססת על קלטת השוני ביחסים הכמותיים של תימול וקרוקרול בתערובת הנדיפה המופצת על-ידי שני הטיפוסים. (Ravid and Putievsky, 1985 a).

ניסויי הגיוס שנערכו, מבוססים על ההנחה, שהסיגנל האולפקטורי של פרחים ושל חלקים וגטטיביים בצמח אזורי-מצוי, הנקלט על-ידי דבורה אחת, נמסר באמצעות מערכת הקומוניקציה החברתית של הדבורים, כך, שדבורה אחרת תזהה את אותו הצמח מכיון שני טיפוסים הנבדלים בהרכב הריח שהם מפיצים.

הנחה זו תואמת את התיאוריות על מנגנון הגיוס באמצעות ריח אצל דבורת הדבש אשר נחקר בעזרת פרחים חיים, תמציות ריח ושמן אתריים (Von Frisch, 1967; Lindauer, 1976; Seeley, 1985).

תוצאות ניסויי הגיוס מצביעות על התפלגות לא שווה של נוכחות הדבורים על הצמחים משני הטיפוסים. בכל המקרים יש יותר דבורים על קבוצת הצמחים מן הטיפוס המלווה את מתקן ההאכלה. (טבלאות 5, 6; איורים 9-11). הדבורים המגויסות מאתרות בשטח את הצמח המפיץ ריח זהה לריח שקלטו בזמן הגיוס, והן מחפשות עליו את הגמול המבוקש, ומכאן אנו יכולים להסיק, שהדבורים אכן מבחינות בין שני טיפוסים האזורי-המצוי.

הניסויים נערכו בתנאי שדה, בדבורים מכוורות חופשיות. בתנאים אלה קיימים משתנים סביבתיים והתנהגותיים רבים, שיכולה להיות להם השפעה על התוצאות; רוח, טמפרטורה, שעת היום, הכרת השטח, זיכרון קודם או פעילות אחרת של הדבורים. ולמרות כל הגורמים הללו מקבלים בכל המקרים - ובגיוס לתפרחות, לצמחים פורחים ולצמחים ללא פרחים כלל - תמונה ברורה של העדפת צמחים מאותו טיפוס כימי שאליו נערך הגיוס.

אם כך, באמצעות מבחנים התנהגותיים ובשתי מערכות ניסוי נפרדות - בהתניה אסוציאטיבית ובגיוס - נמצא, שדבורת הדבש מבחינה בבירור בין שני טיפוסים האזורי-המצוי. יתרה מזאת, הדבורים קולטות ומעבירות את הסיגנל האולפקטורי לא רק מפרחים או מתפרחות, אלא גם מחלקים וגטטיביים של הצמח.

תגובת דבורת הדבש לריחות המופצים מעלים ומפרחים של אזורי-מצוי

תוצאותיה של עבודה זו מראות, שהדבורים מבחינות בבירור בין ריח תפרחות לריח עלים בתוך אותו הטיפוס הכימי (טבלאות 1-4). מכאן סביר להניח, שבאזורי-המצוי קיים שוני כלשהו, איכותי או כמותי, בין רכיבי הריח המופצים על-ידי העלים לבין אלו המופצים על-ידי התפרחות - שוני הנקלט על-ידי המערכת האולפקטורית. הרגישה של דבורת הדבש ומהווה את הבסיס לתגובה ההתנהגותית שלה.

האם ניתן למצוא במבנה העלים וחלקי התפרחת של אזורי-מצוי, ובהרכב השמן האתרי המופק מהם, את ההוכחה האנטומית והכימית אשר תסביר את התגובה ההבחנתית של דבורת הדבש?

במחקר משולב, אנטומי ואנליטי, שנערך במרווה ריחנית *Salvia dominica* ובמרווה מרושתת (*Salvia sclarea*) - נמצא כי הלים הבדל איכותי וכמותי בטיפוסי השערות המפרישות, הנמצאות בחלקים וגטטיביים ובחלקים רפרודוקטיביים של הצמח; בגודל, בתפוצה, באופן ההפרשה ובהרכב השמן המופרש. (Werker et al., 1985 c).

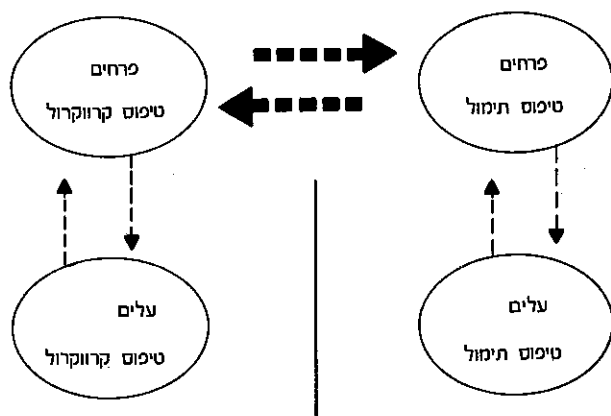
ב-*Origanum vulgare* לא נמצא הבדל איכותי בטיפוסי השערות המצויות על חלקים וגטטיביים ורפרודוקטיביים ובהרכב השמן המופרש מהם, אך נמצא הבדל כמותי בצפיפות השערות ובכמות השמן, כאשר כמות השמן המופק וכמות השערות - גדולים יותר בפרחים מאשר בעלים. (Werker et al., 1985 b).

במחקר אנטומי שנערך באזוב מצוי נמצא, שהשערות המפרישות צפופות יותר על הגביע ומופיעות על הכותרת ואף על האבקנים (א. וורקר, בע"פ), אך לא נמצא הבדל איכותי בטיפוסי השערות הנמצאות על חלקים וגטטיביים ועל חלקים רפרודוקטיביים של הצמח (Werker et al., 1985 a).

אנליזה של החומרים הנדיפים אשר מוצו מפרחים, מגביעים ומעלים של אזוב מצוי, הראתה עלייה בכמות התימול או הקרוקורל, (לפי הטיפוס הכימי), בגביע ובכותרות הפרחים לעומת העלים, אך לא הצביעה על הבדל איכותי בהרכב החומרים המופצים מהם. (ע. רביד, בע"פ).

שילוב של תוצאות המבחנים ההתנהגותיים עם מידע זה, מציע קיומם של חומרי ריח נוספים, המייחדים את הפרחים לעומת העלים ומופצים מן הפרחים בכמויות זעירות. חומרים אלה לא נתגלו באנליזה שנערכה, אך נקלטו על-ידי המערכת האולפקטורית הרגישה של הדבורים.

להלן מוצגת סכימה כוללת, המתארת את זהויות הריח של שני הטיפוסים הכימיים בצמח אזוב מצוי על חלקיו השונים, כפי שהן נתפשות במערכת האולפקטורית של דבורת הדבש (ראה איור 12).



איור מס. 12. זהויות הריח של שני הטיפוסים הכימיים בצמח אזוב מצוי על חלקיו השונים, כפי שהן נתפשות במערכת האולפקטורית של דבורת הדבש.

ההסברים לאיור 12 - בעמוד הבא.

הסבר לאיור 12:

צורת האליפסה תוחמת ספקטרום ריח מוגדר, הניתן לזיהוי חוזר ולהבחנה ברורה. החצים והקווים מתארים את דירוג הדמיון בין זהויות הריח; ← דומה מאוד. — דומה. קו מפריד — אינו דומה.

הסכימה מתארת את הנקודות הבאות, הנובעות מתוצאות הניסויים:

1. הדבורים קולטות בצמח אזוב מצוי ארבע זהויות ריח שונות ונפרדות;

עלים - טיפוס קרוזקרולי.	עלים - טיפוס תימולי.
תפרחות - טיפוס קרוזקרולי.	תפרחות - טיפוס תימולי.

2. הדבורים מסוגלות לעבור התניה אסוציאטיבית, לזהות ולבחור כל אחת מזהויות ריח אלה בנפרד.

3. הדבורים מכירות ריח עלים או ריח תפרחות של צמח אזוב מצוי מטיפוס כימי אחד ומזהות ריח תפרחות או ריח עלים של אותו הטיפוס כקרוב אליו.

4. ריח הפרחים של טיפוס אחד דומה לריח הפרחים של הטיפוס השני יותר מאשר דומים ביניהם ריחות העלים של שני הטיפוסים.

תפקיד אפשרי של שמנים אתרלים באתור צמחים ארומטיים על-ידי דבורת הדבש

הרעיון, שחומרים נדיפים הנפלטות מן הצמח כולו משמשים גורם ביחסי תקשורת בין צמחים לחרקים (Fraenkel, 1959), נחקר בעיקר בהקשר של אכילת חלקים וגסטיביים או בחירת מצע הטלה. (Harborne, 1982; Southwood, 1986). ואילו העבודות העוסקות ביחסי האבקה, מטפלות בהיבטים שונים של הכוונת המאביקים לפי ריח הפרחים בלבד.

ההשקפה המקובלת של מנגנון האוריינטציה המרחבית לכיוון מקור המזון של דבורה בשדה, מתארת מערכת משלימה של סיגנלים ויזואליים ואולפקטוריים, ותהליך רב-שלבי של איתור הצמח מרחוק באמצעות צורתו הכללית ובעזרת צבעי הפרחים הבולטים על רקע הצמח; נחיתה על הפרח בעזרת אותות ריח; והכוונה מקרוב אל מקור המזון בתוך הפרח על-ידי דגמי צבע וריח של חלקים בתוך הפרח. (Manning, 1956; Free, 1966; Faegri and van der Pijl, 1979; Barth, 1985).

קיימות מערכות קומוניקציה בין צמחים לחרקים, המבוססות על משיכה ספציפית, המשחררת תגובה התנהגותית מולדת, כגון מערכת קומוניקציה בין סחלבים לדבורים בודדות, (Vogel, 1983; Kullenberg and Bergstroem, 1975) או מערכת בין לופיית לזבובים. (Yeo, 1972; Kevan and Baker, 1983). אבל בדבורת הדבש הסיגנלים הם נייטרלים כשלעצמם, ומשמעותם מותנית בגמול, היוצר את הקשר האסוציאטיבי בשרשרת של תגובות הקשורות לאכילה. (Faegri and van der Pijl, 1979).

לצורך זה מצוידת דבורת הדבש במערכת אולפקטורית בעלת יכולת לזהות סיגנל ריח בודד או תערובת ריחות, להפריד בינו לבין מרכיבי ריח אחרים ברקע, להעריך את

עוצמתו, לאתר את מיקומו במרחב ובזמן, לקשר את כל אלה באסוציאציה לגמול עם מערכת של תגובה התנהגותית ולשמור על הקשר בזכרונה (Menzel et al., 1974; Von Frisch, 1967; Lindauer, 1976; Barth, 1985).

בטבע מתרחשת התניה לצמח באמצעות גמול המוגש בנקודה מסוימת - בפרח. בנקודה זו מלווה הגמול בהגברה מרוכזת של סיגנלים אולפקטוריים וויזואליים. אבל הגברה זו אינה מבטלת בהכרח את שאר הסיגנלים הנפלטים מן הצמח כולו. ואולם, רק אצל שני חוקרים מצאנו את ההצעה - ללא תמיכה ניסונית - שריחם של חלקים וגטטיבים בצמח, בעיקר במשפחת השפתניים, יכול לשמש גורם ביחסי האבקה. (Harborne, 1982; Vogel, 1983.)

מערכת הניסויים בצמח ארומטי, שיש בו שני טיפוסים כימיים בעלי ריח שונה, הפולט חומרים נדיפים מן הפרחים וגם מן העלים, איפשרה הפרדה בין הטיפוסים ובחינה של תגובת הדבורים לכל אחד מהם לחוד.

הממצאים המעידים שהדבורים מראות תגובה התנהגותית נפרדת ושונה לעלים ולפרחים משני הטיפוסים, מצביעים גם על כך, שהדבורים קולטות הן את הסיגנל של הפרח והן את הסיגנל של העלים.

כמו כן, נמצא שהגיוס לצמח באמצעות גמול, הופך את הצמח כולו לאתר זיהוי ומשיכה, ובצורה ברורה דיה, עד שסיגנל הריח המופץ ממנו נקלט על-ידי דבורה אחת ונמסר באמצעות מערכת הקומוניקציה החברתית לדבורה אחרת אשר תזהה בשדה את אותו הצמח מבין שני הטיפוסים.

אזוב מצוי הוא שיח נמוך בעל פרחים קטנים וחיוור צבע. החומרים הנדיפים הנפלטים מפני העלים יוצרים ענן ריח, המתקשר אסוציאטיבית לריחות הפרחים שבהם נמצא הגמול המאפשר את ההתניה. כך ייתכן גירוי אולפקטורי מהצמח כולו למשיכה כללית מרחוק, וגירוי נוסף להכוונה נקודתית ולזיהוי סופי מן הפרח, כאשר ריח העלים והחפים בתפרחת יוצר הגברה לסיגנל של ריח הפרח.

הרעיון שלחומרים הנדיפים מן הצמח כולו תיתכן משמעות ביחסי האבקה, נתמך על-ידי התופעה של עליית כמות השמן האתרי באזוב מצוי בעונת הפריחה (Dudai et al., 1988). תופעה זו של עלייה בכמות השמן בעונת הפריחה בכל חלקי הצמח, נמצאה גם בכמה שפתניים ארומטיים אחרים בעלי פרחים קטנים: ב *Mentha piperita* (Burbott and Loomis, 1969), באזובית *Origanum vulgare* (Putievsky et al., 1985), ובצורה *Satureja kitaibelii* (Ravid and Putievsky, 1985 b), ובצורה *Satureja thymbra* (Palic et al., 1982).

קיומו של חומר נדיף או כל סימן אחר בצמח, עדיין אינו הופך אותו לסיגנל. כדי שאות מסוים יהווה סיגנל במערכת קומוניקציה הדדית, עליו למלא ארבעה תנאים; עליו להיות משוגר על-ידי אורגניזם אחד; עליו להיקלט על-ידי מערכת תחושות של אורגניזם אחר; קליטתו צריכה לגרור תגובה התנהגותית אצל אותו אורגניזם; תגובה זו צריכה להקנות יתרון אדפטיבי למוסר האות.

התנאי הראשון נתברר בעבודות האנליטיות, המעידות על תכולת החומרים הנדיפים בצמחים בהם אנו עוסקים. התיאוריות הקושרות חומרי ריח עם האבקה באמצעות חרקים, מתבססות על הנחת התנאי האחרון; והממצאים בעבודה זו, העוסקת בהתנהגות הדבורים, המעידים על כך שהדבורים קולטות באופן ברור ובנפרד את הסיגנל האלפקטורי של העלים ושל התפרחות ומגיבות בהתאם - בהבחנה בין שני טיפוסים האזוב ואף בין עלים ותפרחות באותו הטיפוס - מספקים תמיכה לקיומם של התנאים השני והשלישי.

על רקע ממצאים אלה אפשר לבחון מחדש את ההשקפה המקובלת אודות אוריינטציה מרחוק ביחסי האבקה ולכלול בה גם את גורם הריח הנודף מחלקים וגטטיביים בצמחים ארומטיים.

אין סתירה בין רעיון זה לבין הגדרת שמנים אתריים כחומרים המשמשים להגנה בפני הרביבורים - או כל השערות נוספות בדבר תפקידם האקולוגי. לאותו סיגנל עצמו - הרכב ריח מסוים - יכולה להיות משמעות שונה במערכות אחרות של יחסי גומלין. בין צמח לחרק אוכל - אזהרה ודחיה; ובין צמח לחרק מאביק - סימון, זיהוי ומשיכה.

סיכום

עבודה זו עוסקת במעורבות של שמנים אתריים בתקשורת שבין צמח ארומטי - **אזוב מצוי**, *Majorna syriaca* - לבין **דבורת הדבש** המבקרת אותו במסגרת יחסי האבקה.

העבודה בודקת, בעזרת מבחנים התנהגותיים המבוססים על תגובת **דבורת הדבש**, את ההבחנה בין שני טיפוסים כימיים של הצמח, הנבדלים ביניהם בהרכב החומרים הנדיפים המיוצרים בשערות בלוטיות על פני העלים והפרחים, ואת ההבחנה בין עלים לבין תפרחות בתוך אותו טיפוס.

התוצאות מראות, ש**דבורת הדבש** קולטת באופן ברור ובנפרד את הסיגנל האולפקטורי של עלים ושל תפרחות, ולפי סיגנל זה מגיבה בהבחנה בין שני טיפוסים **האזוב**.

לאור ממצאים אלו מוצע הרעיון שבצמחים ארומטיים, יתכן שלחומרים הנדיפים הנפלטים מן הצמח כולו - בנוסף לחומרים הנפלטים מן הפרחים - יש משמעות ביחסי האבקה.

ב**אזוב מצוי** תיתכן משיכה כללית של חרקים מרחוק - באמצעות חומרים נדיפים המופצים מחלקים וגטטיביים של הצמח - והכוונה מקרוב לזיהוי סופי של מקום הגמול - בעזרת חומרים נוספים המופצים מן הפרח.

1. פוטליבסקי, א., ע. רביד, ד. סנדורוביץ, נ. שניר. 1983. צמחיית הבר בישראל כמקור לגידולי תבלין נוספים. *אזוב מצוי Majorana syriaca*. השרה ס"ג 63: 2314-2312.
2. Barth, F.G. 1985. Insects and Flowers. The Biology of a partnership. Princeton Univ. Press.
3. Burbott, A.J. and W.D. Loomis. 1969. Evidence for metabolic turnover of monoterpenes in Peppermint. *Plant. Physiol.* 44: 173-179.
4. Croteau, R. 1986. Biochemistry of monoterpenes and sesquiterpenes of essential Oils. pp. 81-93 in: L.E. Craker and J.E. Simon (eds.) *Herbs, Spices and Medicinal Plants: Recent advances in Botany, Horticulture and Pharmacology*. vol. 1. Oryx Press.
5. Darrah, H.H. 1974. Investigation of the cultivars of the basil (Ocimum). *Economic Bot.* 28: 63-67.
6. Dudai, N., A.H. Halevi, E. Putievsky and U. Ravid. 1987. *Origanum Syriacum* var *syriacum*. in: A.H. Halevi (ed.) *Handbook of flowering*. Vol. 6. CRC Press Inc. Boca-Raton. Florida, USA. (in press).
7. Faegri, K. and L. van der Pijl. 1979. *The Principles of Pollination Ecology*. 3rd. ed. Pergamon Press.
8. Fleisher, A. and N. Sneer. 1982. Oregano spices and *Origanum* Chemotypes. *J. Sci. Food Agric.* 33: 441-446.
9. Fraenkel, G.C. 1959. The Raison d'Etre of secondary plant substances. *Science*. 129: 1466-1470.
10. Free, G.B. 1966. The Foraging behaviour of bees and its effects on the isolation and speciation of plants. pp. 76-92 in: B.S.B.I. Conference Report no. 9. *Reproduction biology and taxonomy of vascular plants*. Pergamon Press, Oxford.
11. Frisch, von K. 1967. *the Dance language and orientation of bees*. Cambridge; Harvard Univ. Press.
12. Harborne, J.B. 1982. *Introduction to ecological biochemistry*. 2nd. ed. Academic Press. New York.
13. Kauffeld, N.M. and E.L. Sorensen. 1971. Interrelation of honeybee preference of alfalfa clones and flower color, aroma, nectar volume and sugar Concentrations. *Kansas Agric. Exp. Stn. Res. Publ. No. 163*, Manhattan, Kans. 14. pp.

14. Kevan, P.G. and H.G. Baker. 1983. Insects as Flower Visitors and pollinators. *Ann. Rev. Entomol.* 28: 407-53.
15. Kullenberg, B. and G. Bergstroem. 1975. Chemical communication between living organisms. *Endeavour.* 34: 59-66.
16. Lindauer, M. 1976. Recent advances in the orientation and learning of honeybees. pp. 450-460. *Proc. 15th Int. Cong. Entomol.*
17. Manning, A. 1956. Some aspects of the foraging behaviour of Bumble-bees. *Behaviour.* 9: 164-202.
18. Menzel, R., J. Erber and T. Masuhr. 1974. Learning and memory in the honeybee. pp. 195-217 in: L. Barton Brown (ed.) *Experimental analysis of insect behaviour.* Springer Verlag N.Y.
19. Palic, R., S. Kapor and M.J. Gasic. 1982. The chemical composition of the essential oil obtained from *Satureja kitaibelli* WIERZB. ap.HEUFF. pp. 197-206 in: N. Margaris, A. Koedam and D. Vokou (eds.) *Aromatic Plants: Basic and applied aspects.* Martinus Nijhoff Publ. The Hague. Netherlands.
20. Pham, M.H., C. Fonta and C. Masson. 1983. Olfactory learning in honeybee and bumblebee: a comparative study by associative conditioning. *C.R. Acad. Sci.* 296: 501-506. (In French).
21. Pham-Delegue, M.H., C. Masson, P. Etievant and M. Azar. 1986. Selective olfactory choices of the Honeybees among sunflower aromas. *J. Chem. Ecol.* 12: 781-793.
22. Putievsky, E., U. Ravid and S.Z. Husain. 1985. Differences in the yield of plant material, essential oils and their main components during the life cycle of *Origanum vulgare*. pp. 185-189 in: A. Baerhaim Svendsen and J.J.C. Sheffer (eds.) *Essential oils and aromatic plants.* Martinus Nijhoff /Dr. W. Junk Publishers. Dordrecht, The Netherlands.
23. Ravid, U. and E. Putievsky. 1983. Constituents of essential oils from *Majorana syriaca*, *Coridothymus capitatus* and *Satureja thymbra*. *Plant. Med.* 49: 248-249.
24. Ravid, U. and E. Putievsky. 1985a. Essential oils of Israeli wild species of Labiatae. pp. 155-161 in: A. Baerhaim Svendsen and J.J.C. Sheffer (eds.) *Essential oils and aromatic plants.* Martinus Nijhoff /Dr. W. Junk Publishers. Dordrecht, The Netherlands.
25. Ravid U. and E. Putievsky. 1985b. Composition of ssential oils of *Thymbra spicata* and *Satureja thymbra* Chemotypes. *Plant. Med.* 51: 337-338.

26. Seeley, T.D. 1985. Honeybee Ecology. a Study of adaptation to social life. Princeton Univ. Press.
27. Southwood, R. 1986. Plant surfaces and insects. an Overview. pp. 1-22 in: Juniper, B. and R. Southwood (eds) Insects and the Plant Surface. Edward Arnold.
28. SPSS-X. 1986. User's Guide, 2nd. ed. McGraw Hill. New York.
29. Vogel. S. 1983. Ecophysiology of zoophilic pollination. pp. 560-624 in: O.L. Lange, P.S. Nobel, C.B. Osmond and H. Ziegler (eds.) Encyclopedia of plant physiology. New Series, Vol. 12c. Physiological plant ecology III.
30. Waller, G.D., G.M. Loper and R.L. Berdel. 1973. A Bioassay for determining honey Bee responses to flower volatiles. Env. Entomol. 2: 255-259.
31. Werker, E., U. Ravid and E. Putievsky. 1985a. Structure of glandular hairs and identification of the main components of their secreted material in some species of the Labiatae. Isr. J. Bot. 34: 31-45.
32. Werker, E., E. Putievsky, and U. Ravid. 1985b. The Essential oils and glandular hairs in different chemotypes of *Origanum Vulgare*. Ann. Bot. 55: 793-802.
33. Werker, E., U. Ravid and E. Putievsky. 1985c. Glandular hairs and their secretion in the vegetative and reproductive parts of *Salvia sclarea* and *S. dominica*. Isr. J. Bot. 34: 239-252.
34. Yeo, P.E. 1972. Floral allurements for pollinating insects. pp. 51-57 in: H.E. van Emden (ed.) Insect/Plant Relationships. Symp. Roy. Ent. Soc. No. 6. London.